Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 13 115—139 München, 15. 12. 1973

# Dimyloides-Neufunde aus der oberoligozänen Spaltenfüllung „Ehrenstein 4" (Süddeutschland) und die systematische Stellung der Dimyliden (Insectivora, Mammalia)

Von NORBERT SCHMIDT-KITTLER[1])

mit 10 Abbildungen und Tafel 5


## Zusammenfassung

Aus der oberoligozänen Spaltenfüllung „Ehrenstein 4" (Süddeutschland) wird *Dimyloides stehlini* HÜRZELER anhand eines Schädelfragments, zweier Unterkieferreste und mehrerer Einzelzähne beschrieben. Sowohl an dem neuen Material als auch an älteren, bereits bekannten Funden werden Schädelmerkmale aufgezeigt, denen taxonomische Bedeutung zukommt. Sie betreffen insbesondere das Fehlen der Jochbögen, das weit nach vorn gerückte Ansatzfeld des Temporalismuskels und die Lage des Foramen lacrimale über dem Infraorbitalforamen. Gebißuntersuchungen führen außerdem zu einer Korrektur der Unterkieferzahnformel, indem der bisher als unterer Canin gedeutete Zahn als Prämolar interpretiert werden muß.

Trotz der unzweifelhaften Eigenständigkeit der Familie Dimylidae kommt ihr aufgrund der neuentdeckten Merkmale eine vermittelnde Rolle zwischen Talpiden und Soriciden zu, wobei die Entsprechungen zu den Talpiden gewichtiger sind. Die Existenz eines funktionellen Milchgebisses bei den Dimyliden wird, mangels Gemeinsamkeiten in den übrigen Punkten, nicht als Verwandtschaft zu den Erinaceiden angesehen. Entsprechend den neuen Merkmalen wird die Diagnose der Dimyliden erweitert und eine Einordnung der Familie in gegenwärtig vertretene Klassifikationssysteme der Insectivoren versucht.



## Abstract

From the Upper Oligocene fissure filling „Ehrenstein 4" (Southern Germany) *Dimyloides stehlini* HÜRZELER is described by the aid of a skull fragment, two mandible fragments, and several isolated teeth. Based on the new material as well as on already known specimens skull features can firsttime be demonstrated, which characters are of particular taxonomic value. These are especially the lack of zygomatic arch, the temporal muscle extending far to the front, and the lacrimal foramen just above the infraorbital foramen. Moreover the tooth formula of the


[1]) Dr. NORBERT SCHMIDT-KITTLER, Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität, 8 München 2, Richard-Wagner-Straße 10.

mandible has to be corrected: The tooth formerly regarded as lower canine has to be interpreted as a premolar.

Inspite of the undoubtedly taxonomic independance of the Dimylidae the new discovered features show that they have an intermediate position between talpids and soricids, althought they have closer affinities to the talpids. Lacking affinities in other points the presence of a functional milk dentition in dimylids is not interpreted as relationship to the erinaceids. On the base of the new features, an extended diagnosis of the Dimylidae is given, and an integration of this family into present classifications is tried.

Inhalt



## 1. Einleitung

Das hier zur Beschreibung vorliegende Dimyliden-Material entstammt der im Jahr 1971 entdeckten, oberoligozänen Spaltenfüllung Ehrenstein 4. Sie hat eine artenreiche Fauna erbracht, die in zahlreichen Elementen gut mit der Tiervergesellschaftung von Coderet-Bransat übereinstimmt.

Den eigentlichen Anlaß zu einer eingehenderen Untersuchung gaben einzelne Merkmale, die an dem vollständigsten Beleg der Ehrensteiner Dimylidenfunde, einem gut erhaltenen Vorderschädel, nachweisbar waren. Und zwar vor allem deshalb, weil sie sich nicht mit den von neueren Autoren vermuteten engeren taxonomischen Beziehungen zwischen Dimyliden und Erinaceiden in Einklang bringen ließen. Nachdem die Nachforschungen auf Typen, Originale und Belege der Gattungen *Dimyloides*, *Exoedaenodus*, *Plesiodimylus*, *Cordylodon* und *Pseudocordylodon* ausgedehnt wurden, zeigte sich, daß die an den Ehrensteiner Funden zutage tretenden Merkmale fast ausnahmslos auch an bereits publiziertem Material erkennbar sind. Damit konnten die hier vorgelegten taxonomischen Ergebnisse auf eine relativ breite Basis gestellt werden.

Besonderer Dank gebührt in diesem Zusammenhang Herrn Dr. J. Hürzeler, welcher mir die im Naturhistorischen Museum in Basel befindlichen Dimylidenreste zum Vergleich zugänglich machte. Desgleichen bin ich Herrn Dr. B. Engesser für die zuvorkommende Unterstützung meiner Arbeiten an dem nämlichen Museum sehr zu Dank verpflichtet.

Bei der Beschreibung des neuen Materials wurde die von A. MÜLLER (1967, Abb. 1—6) verwendete Terminologie der Zähne übernommen. Die einzige Abweichung betrifft die Bezeichnung des hinteren Innenhügels an den oberen Molaren (vgl. hierzu Punkt 3.2.1., S. 130). Sämtliche neuen Belege zu der vorliegenden Arbeit sind in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie unter der Hauptinventarnummer 1971 XXV aufbewahrt.

## 2. Das neue Material

2.1 Dimylidae SCHLOSSER 1888
Dimylinae WEGNER 1913
*Dimyloides* HÜRZELER 1944
*Dimyloides stehlini* HÜRZELER 1944

Vorderschädel (1971 XXV 96, Taf. 5, Fig. 1—3, Abb. 1a und 1b)

Der vollständigste Beleg ist ein Gesichtsschädel mit bis zur Mitte der Orbitaregion reichender Knochenerhaltung. Die Bezahnung ist vollständig, ausgenommen die Incisiven und die beiden rechten Molaren.

Relativ zur Querausdehnung der Frontale-Region ist die Schnauzenpartie sehr kräftig entwickelt. Ihre geringste Breite hat sie im Bereich der $P^2$ und $P^3$. Von dort aus verbreitert sie sich rasch zur Eckzahnregion hin. Davor verschmälert sie sich wiederum bis zur Nasenöffnung, wo ihre Kontur unvermittelt etwa in einem rechten Winkel in den etwas einwärts gebuchteten Nasenunterrand überleitet. Hinter der Einschnürung im $P^2$-$P^3$-Bereich divergieren die Maxillarränder gleichmäßig nach rückwärts. Auf der linken, vollständiger erhaltenen Seite des Schädelrests setzt sich dabei der Oberkiefer in gerader Erstreckung in den Processus maxillaris fort. Dieser endigt ein kurzes Stück hinter dem $M^2$ und ist an seinem freien Ende meißelförmig zugeschärft. Ein Jochbogen ist nicht ausgebildet.

Der Nasenrücken ist im Querschnitt gleichmäßig gerundet. Von der Seite betrachtet geht er in gerader Linie in den Stirnbereich über. Dahinter, also in der Orbitaregion, hat der zum Neurocranium überleitende Teil des Schädels walzenförmige Gestalt. Auf seinem Dach verläuft eine gut erkennbare Sagittalcrista, die sich nach vorn in zwei gleichmäßig gerundete Halbkreisbögen aufspaltet. Diese setzen sich auf jeder Seite bis in die das Infraorbitalforamen und das Foramen lacrimale trennende Knochenleiste fort. Die von den beiden Gratbögen und der Sagittalcrista begrenzten Areale bilden die Ansatzflächen des Temporalismuskels, der hiermit außerordentlich weit nach vorn auf den Stirnbereich gerückt ist.

Das Infraorbitalforamen ist ungefähr so groß wie bei den Soriciden und liegt über dem $P^4$. Unmittelbar über dem Foramen infraorbitale und ein klein wenig nach hinten versetzt öffnet sich das Foramen lacrimale. Es hat liegend reiskornförmige Gestalt.

Der zwischen dem Processus maxillaris und der Schädelseitenwand ausgespannte Orbitaboden ist horizontal gestellt und mündet trichterförmig in die hintere Öffnung des Infraorbitalkanals ein. An dem hintersten noch erhaltenen Teil des Orbitabodens, unmittelbar an seinem Übergang in die Schädelseitenwand, befindet sich das Foramen sphenopalatinum. Es bildet eine kreisrunde Öffnung und ist oberhalb des $M^2$ gelegen.

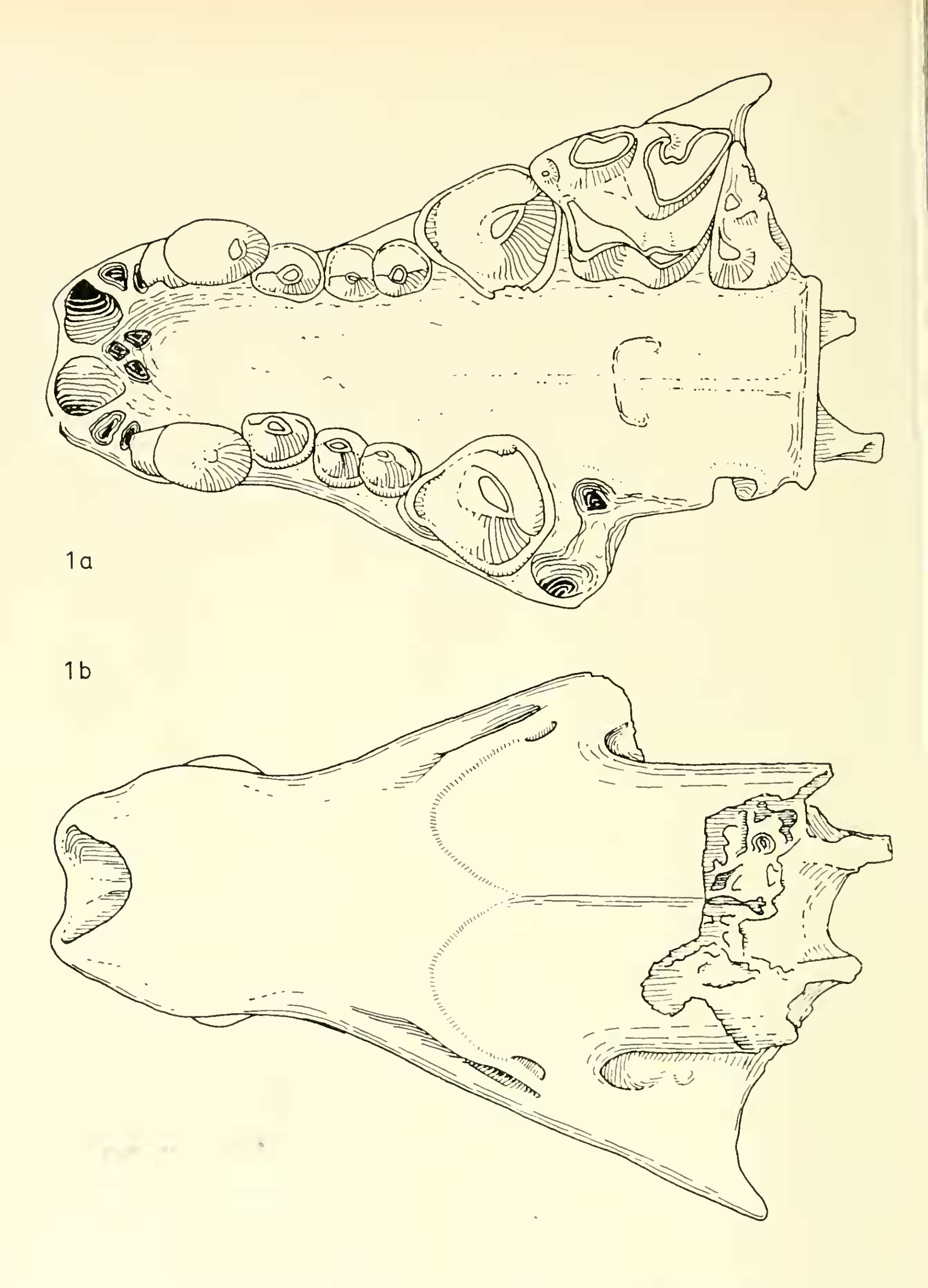



Abb. 1: Vorderschädel von *Dimyloides stehlini* HÜRZELER aus der oberoligozänen Spaltenfüllung Ehrenstein 4, 1971 XXV 96. 1a: von occlusal gesehen, 1b: von oben gesehen. Der Jochbogen ist nicht abgebrochen, sondern fehlt primär. 8-fach vergrößert.

Der Hinterrand des Gaumendachs liegt unmittelbar hinter dem zweiten Molar und wird durch eine transversal verlaufende, kräftige Leiste verstärkt. Die Seitenwände der Choanenöffnung sind durch zwei nach hinten ragende Knochenzapfen gerade noch andeutungsweise erhalten. Die Gaumenplatte ist in Längsrichtung ein wenig nach oben, das heißt, zum Nasenrücken hin durchgebogen. Ungefähr im Bereich der $P^4$ ist sie am höchsten aufgewölbt und fällt dann zum Choanenrand deutlich ab. Diese Erscheinung findet in der ebenfalls ein wenig nach hinten unten abfallenden $M^1$-$M^2$-Region und auch in dem nach rückwärts etwas herabgezogenen Maxillarfortsatz ihre Entsprechung. Vor den Caninen fällt das Gaumendach ebenfalls etwas ab, so daß die Alveolen der Schneidezähne nicht mit den Prämolarenalveolen in einer Ebene liegen. Am weitesten ragt die zwischen den beiden $I^1$ befindlichen Knochenwand aus der Ebene der Gaumenplatte heraus.

Das Intermaxillare hat unmittelbar hinter den beiden ersten Schneidezähnen drei kleine Öffnungen. Die vorderste davon liegt auf der Gaumenmittellinie. Die beiden anderen befinden sich dicht dahinter und sind paarig angeordnet. Sie entsprechen den Foramina incisiva. In Höhe der Mitte des $M^1$ sind zwei kleine Öffnungen zu erkennen, die den Foramina paltina majores entsprechen.

$M^1$: Dieser Zahn ist nur auf der linken Kieferseite erhalten. In seinem Umriß gleicht er *Dimyloides stehlini.* Die bereits weit fortgeschrittene Abkauung hat zahlreiche morphologische Details ausgemerzt, doch stimmt der Zahn in der noch erkennbaren Proportionierung der vier Haupthügel und der Gestalt der Vorder- und Hintersenke gut mit *Dimyloides stehlini* überein. Lediglich die relativ wohlerhaltene Parastylregion der Krone läßt noch Besonderheiten erkennen: Die Parastylknospe sendet in lingualer Richtung einen kurzen, niedrigen Grat aus. Dieser nimmt nicht, wie das bei *Dimyloides stehlini* der Fall ist, Verbindung mit der vom Protocon herkommenden Buccalkante auf, sondern endigt blind. Der Buccalgrat des Protoconus setzt sich seinerseits in ein Vordercingulum fort, welches bis vor die Vorderseite des Parastyls zieht. Dort, wo sich die Protoconkante und das Vordercingulum treffen, bilden sie einen einspringenden Knick.

$M^2$: Die Metastylhöcker des Zahnes und ein Teil der Hinterwand sind nicht erhalten. Die Krone zeigt den gleichen Abkauungsgrad wie der zuvor beschriebene $M^1$. Auch für den zweiten Molar ist weitgehende Übereinstimmung im Umriß und Zuschnitt der Höcker mit *Dimyloides stehlini* zu konstatieren. Details sind lediglich im Bereich des hinteren Innenhöckers und des Metaconus, die beide von der Usur verschont geblieben sind, sichtbar: Der Metaconus bildet keinen eigentlichen Hökker, sondern einen schwach gewinkelten Schmelzkamm. Der hintere Innenhügel hat die Gestalt eines niedrigen, vom Metacon durch eine Einkerbung gut abgesetzten kegelförmigen Höckers. Auf seinem Vorderabhang ist eine längsgerichtete Kante angedeutet. Sie tritt mit dem schwachen Innencingulum in Verbindung, welches das zwischen Protocon einerseits und dem Metacon und hinteren Innenhügel andrerseits gelegene Quertal nach lingual abschließt.

$P^4$: Er ist flach kegelförmig und hat einen dreiseitigen, gut gerundeten Umriß. Die Ecken befinden sich an der Vorder-, Hinter- und Lingualseite der Krone. Um den ganzen Zahn läuft ein geschlossenes, schmales Cingulum. Von den drei Ecken ist die hintere weitaus am stärksten abgestumpft. Die vordere und linguale Ecke sind dadurch zu charakterisieren, daß das Cingulum an diesen Stellen lobusartig ausgebaucht ist. Während die Lingualecke eine schwach angedeutete Innenknospe trägt, entspricht der vorderen Ecke lediglich ein flacher, dem Vorderabhang des

Hauptkegels vorgelagerter Absatz. Der massige Haupthöcker selbst ist mit einer schmalen Hinterkante versehen. Dort, wo diese das Basalcingulum erreicht, zeigt die Hinterecke der Krone einen schwachen Knick.

$P^3$: Der Zahn ist im Verhältnis zum $P^4$ sehr klein und niedrig. Sein Umriß ist annähernd kreisrund. Um die Krone läuft ein Cingulum, das nur auf ihrer Vorderseite weitgehend verwischt ist. Der niedrige, kegelförmige Höcker des Zahnes besitzt je eine schwach ausgeprägte Vorder- und Hinterkante. Der vordere Teil der Krone ist etwas hochgezogen, so daß diese das Hinterende des vorderen Nachbarn ein wenig dachziegelartig überlappt. Der Zahn hat eine einzige, sehr kräftige Wurzel.

$P^2$: Er gleicht in Größe und Ausbildung ganz dem $P^3$.

$P^1$: Der erste Prämolar ist ebenso breit wie der $P^2$ und $P^3$, aber diesen gegenüber merklich verlängert. Sein einziger, kegelförmiger Höcker ist außerdem etwas höher und mit ein wenig kräftigeren Vorder- und Hinterkanten versehen. Wie bei den $P^2$ und $P^3$ läuft um die Krone ein Basalcingulum, das aber auf der Vorderseite nicht fehlt, sondern nur etwas schwächer entwickelt ist. Der Zahn hat zwei hintereinander sitzende, leicht abgespreizte Wurzeln. Sie sind in Längsrichtung des Kiefers ein wenig zusammengedrückt.

C sup.: Der Canin ist sehr massiv und hat eiförmige Kontur. Seine Hinterflanke ist dabei stärker gerundet als die Vorderseite und zudem mit einer Längskante versehen. Die Krone erreicht, wenn man die Abkauung mit in Rechnung stellt, den $P^4$ an Höhe. Soweit der etwas korrodierte Schmelz noch erkennen läßt, besitzt der Zahn lediglich ein Schlußcingulum und ein sehr unscheinbares Vordercingulum. Die Krone ist mit zwei kräftigen, stark divergierenden Wurzeln im Kiefer verankert, wobei die hintere senkrecht eingepflanzt ist, die vordere dagegen weit nach vorn greift.

Die Incisiven sind nur durch ihre Alveolen repräsentiert. Bei dem $I^3$ muß es sich, der Alveole nach zu schließen, um einen winzigen stiftförmigen Zahn handeln, der auf Kosten der Ausdehnung der Vorderwurzel des Eckzahns eine beträchtliche Reduktion erfahren hat. Der $I^2$ entspricht in seiner Größe dem zweiten Schneidezahn von *Exoedaenodus schaubi* Hürzeler. Die beiden ersten Incisiven sind wie bei *Exoedaenodus* vergrößert, aber noch mehr zur Kiefermittellinie hin zusammengeneigt.

Rechtes Oberkieferfragment (1971 XXV 95)

Dieses Belegstück zeigt Teile des Maxillare, Intermaxillare und der Orbitaregion in Knochenerhaltung. Der Kiefer besitzt noch $P^4$-$M^2$ und den Eckzahn. Die übrigen Prämolaren und die Schneidezähne sind durch die Alveolen repräsentiert.

Die Hinterränder des Infraorbitalforamen und des Foramen lacrimale befinden sich genau über der Hinterwurzel des $P^4$. Anders als bei dem zuvor beschriebenen Gesichtsschädel besitzt der Processus maxillaris über dem $M^1$ eine deutliche Längsdepression. Sein Hinterende ist abgebrochen. Vom Foramen lacrimale führt der Canalis nasolacrimalis in horizontaler Richtung an der Innenwand des Maxillare nach vorn und mündet etwa über dem Vorderrand des $P^3$ in die Nasenhöhle.

$M^1$: Er ist besser erhalten als der erste Molar des auf S. 117 beschriebenen Schädelrests. Das Parastyl ist mit dem Protoconus über einen geschlossenen Grat, der zugleich die vordere Begrenzung der Krone bildet, verbunden. Dahinter ist auf der Lingualseite des Parastyls noch ein weiterer, allerdings sehr kurzer Transversal-

grat entwickelt. Der hintere Innenhügel läßt keine Tendenz zur Höckerspaltung erkennen.

$M^2$: Er gleicht dem $M^2$ von *Dimyloides stehlini,* hat aber hinter dem Paracon kein Außencingulum. Die Mesostylknospen sind nicht sehr hoch. Der Metaconus ist mehr höckerartig als gratförmig gestaltet. Der kleine hintere Innenhügel lehnt sich eng an die Lingualflanke des Metaconus an.

$P^4$: Die vordere und linguale Ecke dieses Zahnes sind noch stärker betont als am $P^4$ des anfangs beschriebenen Schädelfragments. Die Innenecke trägt ein kegelförmiges Höckerchen. An der Vorderecke ist das Basalcingulum ein wenig hochgezogen. Zwischen diesem und der Basis der Haupthügelvorderflanke verläuft ein kurzer Längsgrat.

C sup.: Er gleicht dem auf S. 120 charakterisierten Canin in allen Punkten.

Die Alveolen von $P^2$ und $P^3$ lassen Eigenschaften der Wurzeln erkennen, die an dem Gesichtsschädel der Beobachtung entzogen sind: Bei beiden verläuft auf der lingualen Alveolenwand eine kräftige Vertikalrippe. Sie ist an der $P^2$-Alveole noch stärker ausgebildet als beim $P^3$ und zeugt von einer Tendenz der Wurzelspaltung.

Die Alveole des $I^3$ erreicht nahezu die Größe der $I^2$-Alveole.

Linker Unterkieferrest mit $M_2$ (1971 XXV 90)

Der Unterkieferkörper ist vom Ansatz des aufsteigenden Kieferasts bis zum Mentalforamen, das sich unter den $M_1$-Alveolen befindet, erhalten. Der $M_2$ hat relativ zu dem nur durch Einzelzähne belegten $M_1$ etwa die gleiche Größe wie der letzte Backenzahn von *Dimyloides stehlini* und *Exoedaenodus schaubi,* ist aber plumper. Das Talonid des vorliegenden Zahnes ist im Vergleich zu den genannten Arten noch etwas mehr verkleinert. Es wird durch eine weniger tiefe Furche vom Trigonid getrennt. In der kräftigen Ausbildung des Vordercingulums herrscht Übereinstimmung. Dagegen fehlt bei dem $M_2$ von Ehrenstein 4 jede Andeutung eines Schlußcingulums und einer Innenknospe an dessen lingualem Ende.

$M_1$ (1971 XXV 86, 87, 88, 89)

Hierzu liegen vier Einzelzähne vor, die in nur geringer Abwandlung die gleichen Merkmale zeigen und alle in den Variationsbereich von *Dimyloides stehlini* und *Exoedaenodus schaubi* fallen. Eine geringe Verschiedenheit liegt lediglich darin, daß alle vier $M_1$ von Ehrenstein 4 eine gut erkennbare, wenn auch kurze, auf das Protoconid gerichtete Paraconidhinterkante besitzen, ein Merkmal, das bei den beiden erwähnten Arten nur gelegentlich auftritt.

Linker Unterkiefer mit $P_4$ und $P_1$ (1971 XXV 94, Abb. 2a—c)

An dem Unterkieferrest sind der erste und vierte Prämolar, sowie die Alveolen der $P_2$ und $P_3$ des Eckzahns und der Incisiven erhalten.

$P_4$: Dieser Zahn hat einen nahezu rechteckigen Umriß, wobei nur die hintere Innenecke einen relativ scharfen rechten Winkel beschreibt und die übrigen Ecken gut gerundet sind. Innen- und Hinterrand der Krone sind gerade gestreckt, Vorder- und Außenseite dagegen ganz leicht nach außen gekrümmt. Die Spitze des einzigen, aber sehr massiven Höckers sitzt etwas vor der Kronenmitte und ist ganz an die Lingualwand gerückt. Der vordere und der buccale Abhang des Höckers sind gleichmäßig gewölbt. Der Hinterabhang fällt dagegen in seiner oberen Hälfte steil ab um dann, immer flacher werdend, auszulaufen. Rings um die Krone verläuft ein fast ge-

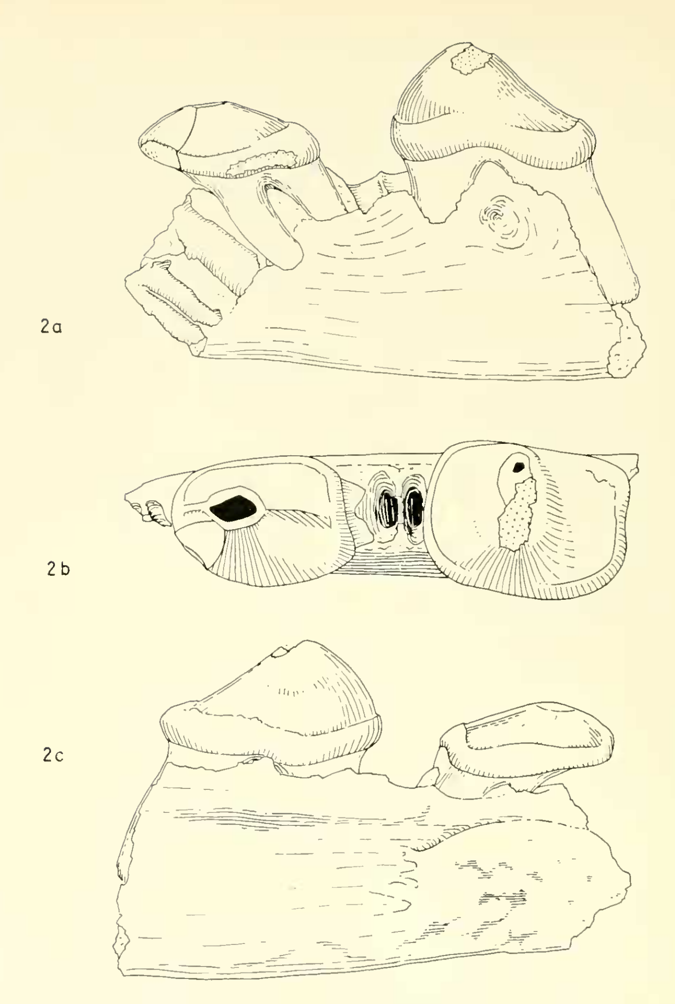



Abb. 2: Linkes Unterkieferfragment von *Dimyloides stehlini* aus Ehrenstein 4 mit $P_1$ und $P_4$ und den Alveolen von $P_2$, $P_3$, C und den beiden Incisiven, 1971 XXV 94. 2a: von buccal, 2b: von occlusal, 2c: von lingual gesehen. 15-fach vergrößert.

schlossenes Basalcingulum. Auf der Vorder- und Lingualwand ist es sehr schmal, am Hinterrand dagegen relativ breit. Auf der Buccalseite der Krone fehlt es weitgehend. Der Zahn besitzt zwei kräftige Wurzeln, wovon die vordere senkrecht eingepflanzt und die rückwärtige etwas nach hinten abgespreizt ist. Insgesamt ist der $P_4$ des vorliegenden Unterkieferstücks robuster als der entsprechende Zahn bei *Dimylioides stehlini.*

Vor dem $P_4$ folgen zwei dicht gedrängte, in Längsrichtung stark zusammengedrückte Alveolen für den $P_3$ und $P_2$. Sie sind nur durch eine hauchdünne, zum größten Teil herausgebrochene Knochenlamelle von einander getrennt. Grundsätz-

lich wäre nicht auszuschließen, daß die beiden Alveolen einem zweiwurzeligen Zahn angehören. Die Entsprechungen zu *Dimyloides* und *Exoedaenodus* in den anderen Punkten sind aber so lückenlos, daß diese Möglichkeit nicht weiter diskutiert werden braucht.

$P_1$: Vor den beiden erwähnten Alveolen sitzt ein kräftiger, zweiwurzeliger Zahn, der bisher stets als Eckzahn interpretiert wurde (HÜRZELER 1944, S. 13), bei dem es sich aber in Wirklichkeit um den $P_1$ handeln muß (vgl. die Ausführungen auf S. 131).

Der Zahnumriß ist einem Oval vergleichbar, dessen Hinterseite gerade abgestutzt ist. Der einzige Höcker des Zahnes ist sehr niedrig, auch wenn man die Abkauung mit in Rechnung stellt. Er sitzt dem Vorderende der Krone genähert und bildet den Ausgangspunkt je eines schwachen vorderen und hinteren Längsgrates. Um den Zahn läuft ein geschlossenes Cingulum, das auf der Hinterseite relativ breit, im übrigen aber ziemlich schmal ist. Die Zahnkrone ragt fast um den halben Betrag ihrer Gesamtlänge über die Vorderwurzel hinaus.

Vor dem $P_1$ folgen drei halbseitig erhaltene Alveolen. Die unmittelbar vor dem ersten Prämolar befindliche von ihnen ist in Längsrichtung zusammengedrückt und mit 0,5 mm Länge und 0,7 mm Breite relativ groß. Es muß sich um die Eckzahnalveole handeln. Die beiden weiter vorn folgenden Alveolen sind ebenfalls ein wenig in Längsrichtung komprimiert und entsprechen zwei Schneidezähnen. Ein dritter war offenbar nicht vorhanden.

C inf. sin (1971 XXV 93)

Dieser Zahn gleicht dem von HÜRZELER (1944, Abb. 26) als $I_3$ bezeichneten Exemplar weitgehend. Die Krone ist noch etwas mehr in die Länge gezogen als dies auf HÜRZELERS Abbildung zu sehen ist. Auf der Spitze und der die Krone abschließenden Vorderkante sind zwei Abkauungsfacetten erkennbar.

Tabelle 1: Die Maße von *Dimyloides stehlini* HÜRZELER aus Ehrenstein 4 (gemessen in mm).

| | Inventar-Nr. | Breite | Länge |
|---|---|---|---|
| $M^1$dex | 1971 XXV 81 | 2,5 | 3,35 |
| $M^1$sin | 82 | 2,45 | 3,3 |
| $P^4$dex | 83 | 2,0 | 2,05 |
| $P^4$dex | 84 | 1,8 | 1,85 |
| C sup. sin | 85 | 1,15 | 1,65 |
| $M_1$sin | 86 | 1,85 | 2,3 |
| $M_1$dex | 87 | 2,0 | 2,6 |
| $M_1$sin | 88 | 2,05 | 2,65 |
| $M_1$dex | 89 | 1,95 | 2,5 |
| $M_2$sin | 90 | 2,25 | 2,05 |
| $P_1$sin | 91 | 1,25 | 1,7 |
| $P_1$sin | 92 | 1,3 | 1,75 |
| C inf. sin | 93 | 1,05 | 1,55 |
| linker Unterkiefer mit $P_4$ und $P_1$ | 94 | | |
| $P_4$ | | 1,5 | 2,1 |
| $P_1$ | | 1,3 | 1,75 |
| Länge $P_1$-$P_4$ | | | 4,6 |

| | Inventar-Nr. | Breite | Länge |
|---|---|---|---|
| rechter Oberkiefer | | | |
| mit $P^4$-$M^2$ und C | 1971 XXV 95 | | |
| $M^2$ | | 2,3 | 1,3 |
| $M^1$ | | 2,45 | 3,4 |
| $P^4$ | | 1,95 | 2,05 |
| C sup. | | 1,0 | 1,55 |
| Länge $M^2$-C | | | 9,8 |
| Vorderschädel | 96 | | |
| $M^2$sin | | 2,35 | 1,4 |
| $M^1$sin | | 2,6 | 3,4 |
| $P^4$sin | | 2,1 | 2,35 |
| $P^3$sin | | 0,9 | 0,9 |
| $P^2$sin | | 0,9 | 0,85 |
| $P^1$sin | | 0,9 | 1,15 |
| C sup. sin | | 1,05 | 1,55 |
| $P^4$dex | | 2,05 | 2,3 |
| $P^3$dex | | 0,95 | 0,95 |
| $P^2$dex | | 0,9 | 0,9 |
| $P^1$dex | | 0,9 | 1,15 |
| C sup. dex | | 1,0 | 1,6 |
| Länge $M^2$ sin-C sup. sin | | | 10,3 |
| Länge des Gaumendachs vom Vorderrand der Schneidezahnalveolen bis zur Choanenöffnung | | | 12,4 |
| Breite der Schnauze über den Eckzähnen | | 4,1 | |
| Breite der Schnauze über den $P^2$ | | 3,7 | |
| Höhe der Schnaunze über den $P^3$ | | | 3,0 |
| Breite des Gehirnschädels in der Orbitaregion (hinter dem Infraorbitalkanal) | | 4,7 | |

## 2.2 Zur taxonomischen Zuordnung der Funde

Das beschriebene Material von Ehrenstein 4 schließt sich sowohl in den Abmessungen als auch in der kräftigen Entwicklung der oberen und unteren vierten Prämolaren, der deutlichen Exoedaenodontie des $M_1$ und dem Fehlen eines rudimentären $M_3$ eng an *Dimyloides stehlini* Hürzeler an. In der Ausbildung der Unterkieferprämolaren zeigen sich dieser Art gegenüber jedoch Unterschiede: So ist der $P_4$ des von Ehrenstein 4 belegten Mandibelstücks (Abb. 2a—c) merklich kräftiger als der entsprechende Zahn des Holotypus von Boudry Damit in Zusammenhang stehend sind die $P_2$ und $P_3$ enger aneinandergedrängt.

Diese Abweichungen sind Ausdruck einer noch etwas weiter gehenden „dimyliden" Spezialisierung als sie bei dem Unterkiefer von *Dimyloides stehlini* aus Boudry zu beobachten ist und insofern gradueller Natur. Da diese Unterschiede zwischen Boudry und Ehrenstein 4 aber für beide Fundpunkte nur an je einem einzigen Unterkiefer belegt sind, ist nicht auszumachen, ob sie die natürliche Variabilität überschreiten, und es sich damit um echte Populationsunterschiede handelt oder nicht. Im ersten Fall wäre die Abtrennung einer eigenen Unterart gerechtfertigt. Bis zu einer Klärung durch weiteres Material wird jedoch der zweite Fall als der wahrscheinlichere angenommen, weshalb die Ehrensteiner Funde hier als *Dimyloides stehlini* bestimmt werden.

## 3. Die Merkmale der Dimyliden

### 3.1 Schädelmerkmale

3.1.1 Postorbitalschädel

Informationen über die Ausbildung des postorbitalen Schädelteils sind nur von dem Schädelfragment von Ehrenstein 4 zu erhalten und betreffen auch an diesem nur den allervordersten Bereich (etwa bis zur Grenze Frontale-Parietale). Dieser Schädelabschnitt war primär etwas vollständiger erhalten als Taf. 5, Fig. 1—3 zeigen. Das ist aus den Zeichnungen Abb. 1a u. b ersichtlich, die noch vor der notwendigen Präparation des Schädels angefertigt wurden.

Der postorbitale Schädelabschnitt hat parallele Seitenwände und ist insgesamt röhrenförmig gestaltet. Dieses Merkmal findet sich innerhalb der Insectivoren bei verschiedenen Gruppen, wie den Tenreciden, Soriciden, Talpiden, Nesophontiden, ist aber den Erinaceiden fremd. Eine postorbitale Einschnürung ist an dem Schädelrest von Ehrenstein 4 nicht sichtbar. Damit zeigen die Dimyliden auch in diesem Punkt Entsprechungen zu den genannten Gruppen mit Ausnahme der Erinaceiden. Bei den letzteren ist außerdem in einigen Gattungen ein Postorbitalfortsatz schwach ausgeprägt. Saban (1958) und Butler (1956, S. 474 f) hielten diese Merkmale für so bedeutend, daß sie sie zur Charakterisierung der Erinaceomorpha gegenüber den Soricomorpha mit heranzogen.

3.1.2 Gesichtsschädel

Wie der Holotyp von *Plesiodimylus chantrei* Gaillard (Gaillard 1899, Abb. 21, A. Müller 1967, Abb. 9), der Gesichtsschädel von *Pseudocordylodon vireti* Hürzeler (Orig. Hürzeler 1944, Abb. 36) und der vorliegende Schädelrest von

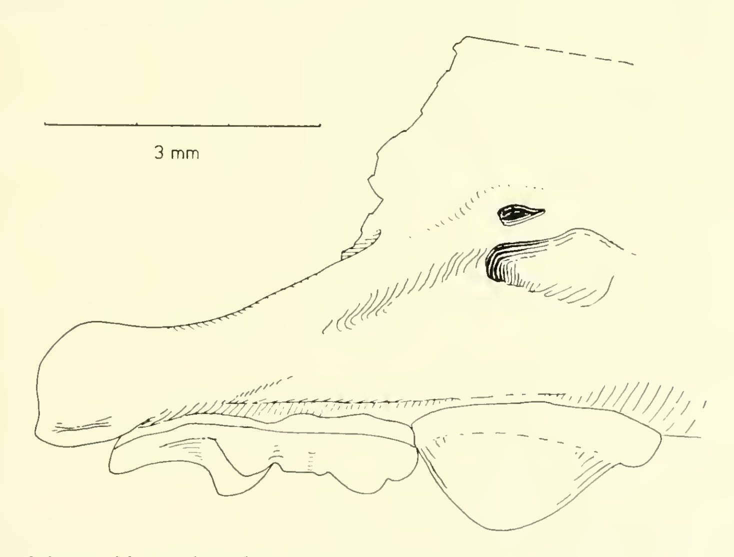
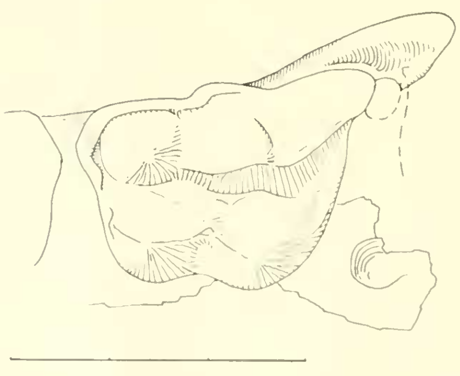



Abb. 3: Seitenansicht (Teilansicht) des Gesichtsschädels von *Pseudocordylodon vireti* Hürzeler aus Saulcet, Museum Basel Sau. 740. Die Abbildung zeigt die freie Endigung des Maxillarfortsatzes. Der Jochbogen fehlt primär.

*Dimyloides stehlini* zeigen, besaßen die Dimyliden eine relativ kurze und massige Schnauze mit zumeist sehr deutlicher Einschnürung zwischen Canin und $P^1$. Der massive Bau des Schnauzenteils muß wohl in direktem Zusammenhang mit der kräftigen Entwicklung des Gebisses gesehen werden, die eine charakteristische Spezialisierung der Dimyliden darstellt. Saban (1958) betrachtete die gedrungene Ausbildung des Gesichtsschädels als ein besonderes Merkmal der Erinaceomorphen zur Unterscheidung gegenüber den durch eine langgezogene Schnauze ausgezeichneten Soricomorphen. Gleichviel, welche Bedeutung man diesem Kriterium zumißt, für die Dimyliden liegt sein funktionsbedingter Charakter auf der Hand.

3.1.3 Die Jochbogenregion

Die Jochbogenregion ist nicht nur an dem auf S. 117 beschriebenen *Dimyloides*-Schädelfragment (Taf. 5, Fig. 1—3, Abb. 1a u. b) erhalten, sondern ebenfalls an mehreren älteren, durch die Literatur bereits bekannten Fundstücken überliefert. Das gilt z. B. für eine Maxilla von *Pseudocordylodon vireti*, deren Bezahnung von Hürzeler (1944, Abb. 36) abgebildet wurde, sowie einen Schädelrest der gleichen Art (Beleg Hürzeler S. 26), der unter der Nummer Sau 740 im Baseler Museum aufbewahrt ist. Gleiches trifft auch für zwei Oberkieferreste von *Cordylodon intercedens* Müller (Orig. A. Müller Taf. 3, Fig. 3, Samml. München 1937 II 10 353; Beleg A. Müller 1967, Samml. München 1937 II 10 386) und für ein Maxillarfragment der Gattung *Plesiodimylus chantrei* (Beleg A. Müller 1967, Samml. München 1965 I 144) zu. Die Stücke zeigen bei genauerer Betrachtung, daß der Jochbogen nicht etwa abgebrochen ist, sondern daß ein solcher gar nicht existiert. Statt seiner ist lediglich ein je nach Gattung etwas unterschiedlich geformter, frei endigender Maxillarfortsatz vorhanden (vgl. Abb. 1 und 3—6). Daß es sich hierbei wirklich um eine natürliche Endigung handelt, ist am Beispiel von *Cordylodon intercedens* (Samml. München 1937 II 10 386) durch eine Stereoscan-Aufnahme belegt (Abb. 6). Nachdem das Fehlen eines geschlossenen Jochbogens bei nicht weniger als vier Dimylidengattungen nachweisbar ist, wovon zwei der Subfamilie Cordylodontinae und zwei der Subfamilie Dimylinae angehören, darf dieses Merkmal für die ganze Familie als bezeichnend gelten.



3 mm

Abb. 4: Linkes Oberkieferfragment von *Plesiodimylus chantrei* Gaillard aus La Grive-St.-Alban, 1965 I 144, von occlusal gesehen (Teilansicht) mit dem freien Ende des Maxillarfortsatzes.

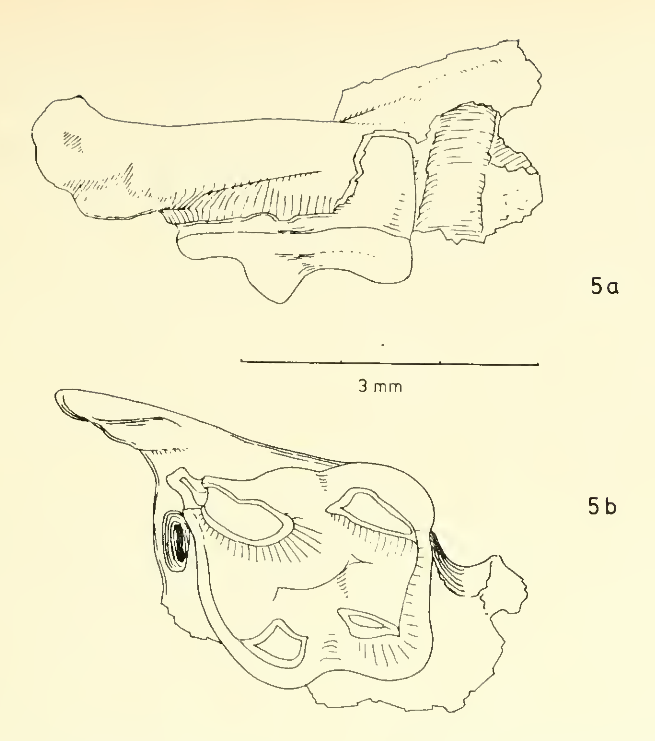



Abb. 5: Rechtes Oberkieferfragment von *Cordylodon intercedens* MÜLLER aus Wintershof-West, 1937 II 10386 von occlusal gesehen mit der freien Endigung des Maxillarfortsatzes. Siehe auch die Stereoscan-Aufnahme in Abb. 6.

Es handelt sich hier um ein Kriterium, welches bei mehreren Insectivorengruppen auftritt, wobei ihm in der Literatur verschieden große Bedeutung zugemessen wird. SABAN (1958), BUTLER (1956, 1972) und MCDOWELL (1958) betrachten die Ausbildung der Jochbogenregion als eines der Hauptkriterien um die Soricomorpha (mit unvollständigem Jochbogen) und Erinaceomorpha (mit vollständigem Jochbogen) voneinander zu trennen. In den Klassifikationen von SIMPSON (1945), VAN VALEN (1967) und THENIUS (1969) wird die Beschaffenheit der Jochbogenregion weniger stark bewertet. In ihren Gliederungen erhält dieses Merkmal deshalb erst auf bzw. unterhalb der Ebene der Superfamilien Gewicht.

3.1.4 Die Ansatzfläche des Temporalismuskels

Wie bereits im beschreibenden Teil auf S. 117 ausgeführt wurde, besitzt der Schädelrest von Ehrenstein 4 eine schwache Sagittalcrista, welche sich auf dem Schädeldach weit nach vorn zum Schnauzenbereich, nämlich bis über die Infraorbitalforamen erstreckt. Dort gabelt sie sich in zwei Halbkreisbögen (Taf. 5, Fig. 3 und Abb. 1b). Dasselbe Merkmal zeigen der von GAILLARD (1899, Abb. 21) wiedergegebene Holotypus zu *Plesiodimylus chantrei* und der Gesichtsschädel von *Pseudocordylodon vireti* (Orig. HÜRZELER 1944 Abb. 36). Weiterhin ist ein Teilstück der

Gratbogenstruktur an einem Maxillastück von *Exoedaenodus schaubi* (Orig. A. Müller 1967, Taf. 1, Fig. 1) erhalten.

Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß es sich bei dieser Gratstruktur um die obere bzw. vordere Begrenzung des Temporalismuskels handelt. Gleichzeitig ist aber zu bemerken, daß dieser Muskel auf dem Schädeldach extrem weit vorn ansetzt, noch mehr als es bei verschiedenen Talpidengattungen der Fall ist. Durch den weit vorgerückten Temporalismuskel muß eine deutliche Reduktion der Augapfelgröße und zugleich ein nach vorn verlagertes Auge auch für die Dimyliden angenommen werden. Butler (1956, S. 474) wertet solche Merkmale als Kriterien der Soricomorphen und stellt ihnen die in dieser Hinsicht weit weniger extremen Erinaceomorphen gegenüber.

#### 3.1.5 Die Rüsselmuskulatur

Der Rüsselheber (Musculus levator labii superioris proprius) ist bei verschiedenen Insectivorengruppen z. T. so kräftig ausgebildet, daß er deutliche und scharf begrenzte Eindrücke auf dem Nasenrücken hinterläßt. Das ist z. B. bei Soriciden und Talpiden aber auch Tenreciden der Fall. An dem Schädelrest von *Dimyloides stehlini* scheint dem Ansatzfeld des Rüsselhebers eine flache Depression vor dem Foramen infraorbitale zu entsprechen. Bei dem Gesichtsschädel von *Pseudocordylodon vireti* ist diese Einsenkung noch deutlicher.

#### 3.1.6 Foramen infraorbitale und Foramen lacrimale

Das Infraorbitalforamen liegt über dem $P^4$ und ist im Verhältnis größer als bei den Erinaceiden. Das Foramen lacrimale befindet sich unmittelbar über dem Infraorbitalforamen und wird von diesem nur durch eine schmale Knochenspange getrennt (vgl. Abb. 1b und Taf. 5, Fig. 2 u. 3). Vom Foramen lacrimale ausgehend, führt der Canalis nasolacrimalis in horizontaler Erstreckung bis etwa über den $P^3$, wo er in die Nasenhöhle einmündet. Bei den Erinaceiden liegt das Foramen lacrimale nicht über dem Infraorbitalforamen, sondern weiter hinten, auf dem Vorderrand der Orbita. Bei den Soriciden befindet es sich unmittelbar hinter dem Foramen infraorbitale, und der Canalis nasolacrimalis führt in einem Bogen über dieses hinweg nach vorn. Demgegenüber liegen bei den Talpiden beide Foramen übereinander, wie dies auch für die Dimyliden typisch ist, sind aber weit nach hinten bis über den $M^2$ gerückt. Der bei den Dimyliden relativ lange Infraorbitalkanal kommt dabei in der Regel bis auf ein kleines Tor zum Verschwinden. Verglichen mit den bei den Erinaceoidea und Soricoidea anzutreffenden Verhältnissen sind die Dimyliden in dieser Hinsicht ziemlich eigenständig organisiert.

#### 3.1.7 Das Gaumendach

Die Merkmale des Gaumendachs konnten an dem *Dimyloides*-Schädelrest von Ehrenstein 4 dem Gesichtsschädel von *Pseudocordylodon vireti* aus Saulcet (Orig. Hürzeler 1944, Abb. 36) und z. T. auch an einem Maxillarfragment von *Exoedaenodus schaubi* aus Gaimersheim (Orig. A. Müller 1967, Taf. 1, Fig. 1) studiert werden. Hier zeigen sich wiederum Anklänge an die Talpiden. Sie betreffen die Intermaxillarregion, wo unmittelbar vor den Foramina incisiva eine weitere, in der Medianlinie gelegene Öffnung erscheint. Sie ist bei *Dimyloides* und *Exoedaenodus* ungefähr so groß wie die Incisivforamen, bei *Pseudocordylodon* jedoch sehr klein und fast geschlossen.

Der Palatinumhinterrand schließt mit einer gerade gestreckten, transversalen Randleiste ab, die sich bei Insectivoren sehr verbreitet findet (Soricoidea, Erinaceoidea aber nicht Tenrecoidea, vgl. McDowell 1958 Abb. 31 u. 32). Von dem Ansatz der Pterygoidwände ist nur wenig erhalten. Dennoch sind klare Unterschiede gegenüber den Erinaceiden zu bemerken, bei denen am Palatinumhinterrand nicht nur die die Choanenöffnung abgrenzenden Längswände ansetzen, sondern außerdem die sehr kräftigen Pterygoidflügel.

3.1.8 Das Foramen sphenopalatinum

Es ist nur an dem Ehrensteiner Schädelrest erhalten. Dort hat es einen relativ großen Durchmesser und liegt an der Grenze zwischen Orbitaboden und seitlicher Orbitawand über dem $M^2$. Seine Lage und Größe macht wahrscheinlich, daß es mit dem Foramen opticum verschmolzen ist, wie bei den Soriciden und Talpiden (im Gegensatz zu den Erinaceiden). Dadurch, daß bei *Dimyloides stehlini* das Foramen sphenopalatinum so tief und dem Palatinumhinterrand so sehr genähert liegt,



Abb. 6: Stereoscan-Aufnahme der freien Endigung des Maxillarfortsatzes von *Cordylodon intercedens* Müller aus Wintershof-West, 1937 II 10386. Die Aufnahme zeigt die schneidenartige freie Endigung des Maxillarfortsatzes genau von hinten. 110-fach vergrößert.

werden die Choanenwände an ihrem Ansatz an der hinteren Randleiste des Gaumendachs durchbrochen, so daß sie mit dieser nur über zwei dünne Stege verbunden sind. Bei den Talpiden ist diese Konstellation noch deutlicher ausgeprägt.

### 3.2 Die Gebißmerkmale

#### 3.2.1 Morphologische Vergleiche

Entsprechungen in der Gebißausbildung der Dimyliden wurden in der bisherigen Literatur einerseits zu Talpiden andererseits zu den Erinaceiden konstatiert. Gewisse Ähnlichkeiten mit Erinaceiden finden sich vor allem im Umriß des $M^1$ und in der kräftigen Entwicklung des hinteren Innenhügels an diesem Zahn, außerdem in der leicht exoedaenodonten Vergrößerung des $M_1$ und in der weit vorangeschrittenen Reduktion des $M_3$. Die bei den Dimyliden einspitzigen vierten Prämolaren weisen dagegen bei den Erinaceiden drei Spitzen auf und sind damit recht unterschiedlich gebaut.

Der $M^1$ insbesondere der weniger spezialisierten Gattungen der Dimyliden *(Dimylus, Dimyloides, Pseudocordylodon)* zeigt aber auch Beziehungen zu den Talpiden. Und zwar durch den Besitz zweier Mesostylhöcker. Bei *Dimyloides* kann darüber hinaus die beginnende Spaltung der beiden Innenhügel in je zwei Spitzen beobachtet werden (z. B. an dem Original zu A. Müller 1967, Taf. 1, Fig. 6), eine Erscheinung die auch bei *Mygatalpa* auftritt (vgl. Hugueney 1972, Abb. 10). Der $P^1$ der relativ gering spezialisierten Gattung *Dimylus* gleicht ebenfalls vielen Talpiden, indem sein einziger Höcker nur einen Hintergrat aufweist und die Krone auf der Hinter- und Lingualflanke (und weniger ausgeprägt auch auf der Vorderseite) je eine mehr oder weniger verstärkte Knospe oder Ausbuchtung besitzt. Besonders deutlich sind die Übereinstimmungen mit dem $P^1$ von *Mygatalpa* und *Paratalpa* (vgl. Hugueney 1972 Abb. 10 und 26). Auch die zweiwurzeligen oberen Caninen sind im Prinzip mit verschiedenen Talpiden gut vergleichbar *(Talpa, Paratalpa)*. Die $M_1$ von *Dimyloides* und *Exoedaenodus* zeigen sich zwar durch die exoedaenodonte Entwicklung des Talonids und die fortgeschrittene Reduktion des Trigonids sehr eigenwillig spezialisiert, lassen aber noch den für die Talpiden sehr charakteristischen akzessorischen Lingualhöcker erkennen, der das Schlußcingulum an der hinteren Innenecke abschließt.

Auf der Basis der bisher bekannten Merkmale allein fällt es schwer, signifikante Hinweise für die Zugehörigkeit der Dimyliden entweder zu der einen oder der anderen der beiden diskutierten Familien herauszulesen. Abgesehen von den in Punkt 3.1 besprochenen Schädelmerkmalen, die einen engeren Zusammenhang mit Erinaceiden ausschließen, hat sich nun eine Lösung des Problems auch dadurch eingestellt, daß die Gebißuntersuchungen anläßlich der vorliegenden Arbeit zu einer Neuinterpretation der Unterkieferzahnformel geführt haben. Und zwar insofern, als der bisher stets als C inf. angesehene zweiwurzelige Zahn als vorderster Prämolar aufgefaßt werden muß (vgl. Darstellungen im folgenden Unterpunkt). Damit offenbaren sich im Unterkiefergebiß neue Gemeinsamkeiten mit Talpiden: So ist der vorderste Prämolar des Unterkiefers auch bei verschiedenen Talpidengattungen (z. B. *Geotrypus, Mygatalpa, Talpa*) zweiwurzelig und kräftiger und höher als der einwurzelige C bzw. die beiden nachfolgenden Prämolaren.

Damit wird von neuem die Frage aktuell, ob der hintere Innenhügel des $M^1$

der Dimyliden als Hypoconus, wie bei den Erinaceiden, oder als Metaconulus, entsprechend den Talpiden, anzusehen sei: Sie muß zugunsten der Interpretation dieses Höckers als Metaconulus entschieden werden. Das kann um so mehr einleuchten, als auch bei der Gattung *Mygatalpa* der Metaconulus die Rolle eines Pseudypoconus übernommen hat (vgl. HUGUENEY 1972, Abb. 9 und 10).

### 3.2.2 Die Zahnformel des Unterkiefers

Bisher wurde der kräftige zweiwurzelige Zahn im Vordergebiß der Dimyliden — bei *Dimyloides* ist es der vierte Antemolar von den Molaren her gerechnet — als C inf. interpretiert. Insbesondere hat sich HÜRZELER um die Homologisierung dieses Zahnes bemüht und ihn als Canin angesprochen. Er begründete seine Interpretation damit, daß dieser Zahn bei *Plesiodimylus chantrei* „bei geschlossenem Gebiß vor dem fünften maxillaren Antemolaren in die Oberkieferreihe" eingreife (1944, S. 13), also vor dem oberen Eckzahn. Die vorliegenden Untersuchungen an *Dimyloides, Plesiodimylus, Cordylodon* und *Pseudocordylodon* führen demgegenüber zu einem abweichenden Ergebnis:

Im Vordergebiß der Dimyliden erfahren vier Zähne eine von der Funktion her bedingte Vergrößerung. Es sind dies im Oberkiefer der $P^4$ und der Canin und im Unterkiefer der $P_4$ und der in Rede stehende, bisher als unterer Eckzahn angesprochene Zahn, der hier zunächst provisorisch „vorderer Antemolar" genannt werden soll. Der Abstand des C sup. vom $P^4$ im Oberkiefer ist bei allen untersuchten Formen größer als der Abstand zwischen dem besagten „vorderen Antemolar" und dem $P_4$ im Unterkiefer. Bei den stärker spezialisierten Gattungen ist deutlich zu erkennen, daß die vier vergrößerten Zähne des Vordergebisses in funktioneller Hinsicht mit einander korrespondieren. Und zwar usiert der „vordere Antemolar" des Unterkiefers mit seiner vorderen Außenflanke die hintere Innenseite des oberen Eckzahns. Der untere $P_4$ usiert mit seiner hinteren Außenflanke die Vorderseite des oberen $P^4$. Diese Konstellation der vier Zähne zeigt einen recht eindeutigen Zusammenhang zu einer knackenden Gebißfunktion, die für die Dimyliden auch allenthalben angenommen wird. Das Eingreifen des unteren $P_4$ in die Lücke zwischen oberem $P^4$ und $M^1$ entspricht zudem der bei den Säugern normalerweise anzutreffenden Situation.

HÜRZELER (1944 S. 14) ging sehr zutreffend von dem Standpunkt aus, daß der vor dem oberen Canin eingreifende Zahn, wie dies bei den Säugern der Fall zu sein pflegt, der C inf., der hinter diesem eingreifende dagegen ein Prämolar sein müsse. Ihm lagen aber für diese Untersuchung nur sehr unvollständige Kieferreste vor. So ermittelte er die Gebißokklusion bei einer Gattung *(Plesiodimylus)*, bei welcher die Korrespondenzfunktion von oberen und unteren Vorderzähnen am wenigsten deutlich ist, weil die den Dimyliden eigene Spezialisierung gerade bei dieser Form am wenigsten ausgeprägt ist. Dadurch kam er zu der Annahme einer Okklusionsstellung des Gebisses, die den tatsächlichen Gegebenheiten nicht entspricht. Stellt man nämlich die von HÜRZELER angegebene Gebißokklusion her, so daß der besagte untere Antemolar vor dem oberen Eckzahn eingreift, dann kommt der obere $M^1$ auf den unteren $M_2$ zu liegen. Damit hat der obere $M^2$ keinen Antipoden mehr und die unzweifelhaft vom unteren $M_2$ stammenden Abkauungsspuren am $M^2$ können auf diese Weise gar nicht erzeugt werden. Auch der untere $P_4$ wird in diesem Fall so weit nach vorn gerückt, daß er nicht mehr die Vorderseite des oberen $P^4$ abnützen kann. Das einzig denkbare Zusammenwirken von Ober- und Unterkiefer-

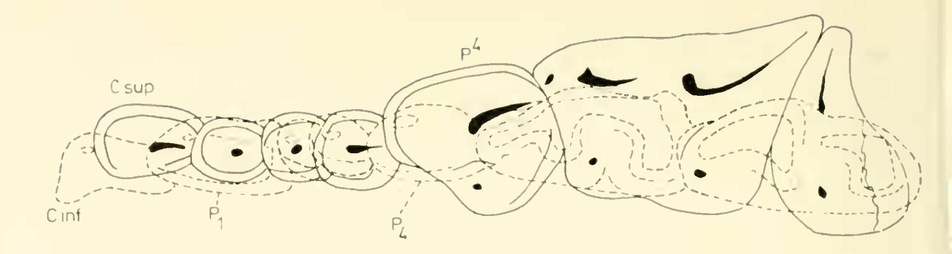



Abb. 7: Gebißokklusien von *Plesiodimylus chantrei* GAILLARD. Sie zeigt die einzige Möglichkeit des Ineinandergreifens von Ober- und Unterkieferzähnen bei geschlossenem Gebiß. Der von HÜRZELER (1944, S. 13) als unterer Canin (C inf.) angesprochene Zahn wird hier als erster Prämolar ($P_1$) interpretiert.
Die Oberkieferzähne (duchgezogene Linien) sind nach A. MÜLLER 1967, Abb. 9, die Unterkieferzähne (gestrichelte Linien) sind nach A. MÜLLER 1967, Abb. 10, in gleichem Maßstab umgezeichnet. 13-fach vergrößert.

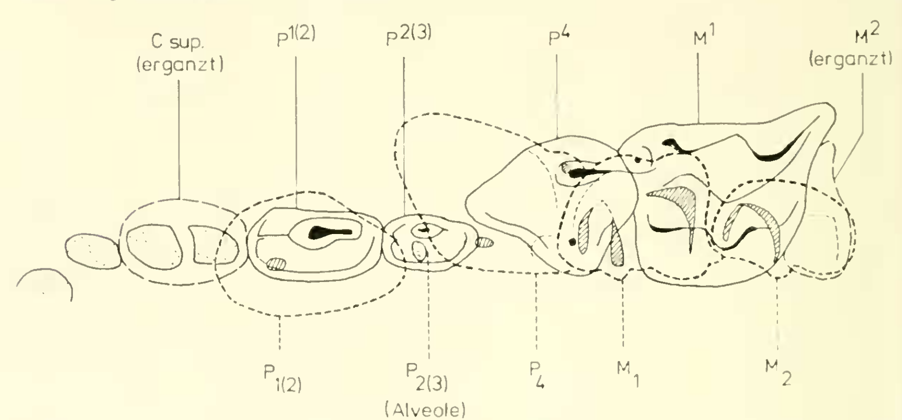



Abb. 8: Gebißokklusion von *Cordylodon intercedens* MÜLLER. Sie zeigt die einzige Möglichkeit des Ineinandergreifens von Ober- und Unterkieferzähnen bei geschlossenem Gebiß. Die Oberkieferzähne (durchgezogene Linien) sind nach A. MÜLLER 1967, Taf. 3, Fig. 3, die Unterkieferzähne (gestrichelte Linien) sind nach A. MÜLLER 1967, Taf. 3, Fig. 1a, in gleichem Maßstab umgezeichnet. Den Alveolen entsprechen punktierte Flächen. 11-fach vergrößert.

zahnreihe bei *Plesiodimylus chantrei* ist in Abb. 7 wiedergegeben. Noch klarer sind die Verhältnisse bei den Gattungen *Cordylodon* und *Dimyloides* (vgl. Abb. 8 u. 10) zu erkennen. Hier wird durch die erhebliche Vergrößerung der vier in Rede stehenden Zähne des Vordergebisses eine Konstellation erzeugt, die in noch viel ausgeprägterem Maß nur eine einzige Okklusionsstellung als möglich zuläßt. Auch hier tritt die Hinterfläche des unteren $P_4$ mit der Vorderseite des oberen $P^1$ in Kontakt und die Vorderseite des unteren „vorderen Antemolaren" mit der Hinterflanke des oberen Eckzahns, was sich ebenfalls in den verschiedenen Usurstellen niederschlägt.

Es kann also kein Zweifel darüber bestehen, daß der vergrößerte, zweiwurzelige „vordere Antemolar" des Unterkiefers nicht vor, sondern hinter dem C. sup. in

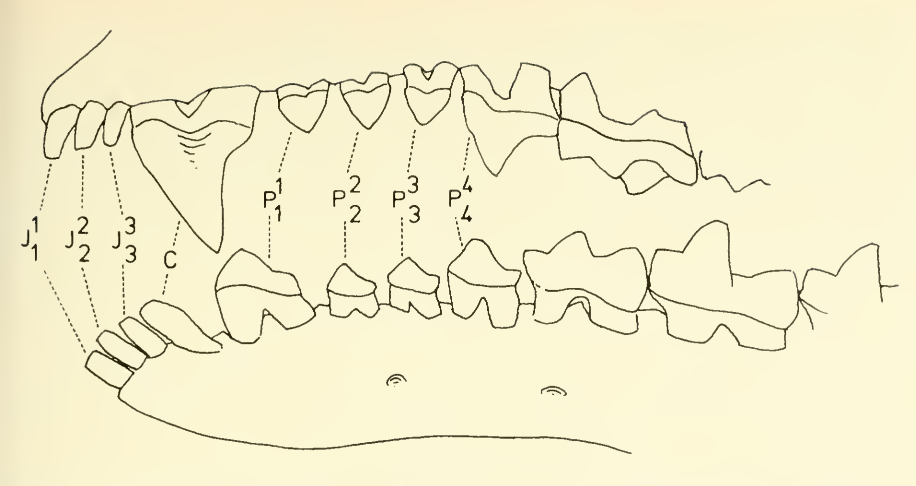



Abb. 9: Das Vordergebiß von *Talpa europaea* LINNAEUS in der Seitenansicht. 9-fach vergrößert.

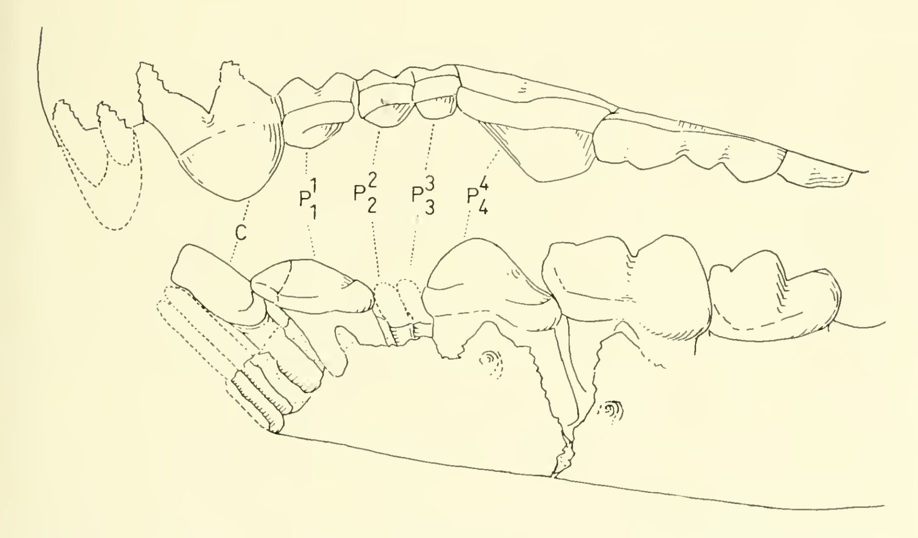



Abb. 10: Das Gebiß von *Dimyloides stehlini* HÜRZELER. — Die Oberkieferbezahnung ist die des Schädelfragments 1971 XXV 96 (vgl. Abb. 1a und Taf. 5, Fig. 1). Die Unterkieferbezahnung wurde durch die Kombination von zwei Mandibelfragmenten und zwei Einzelzähnen von Ehrenstein 4 rekonstruiert: es sind der linke Unterkieferrest mit $P_1$ und $P_4$ 1971 XXV 94 (vgl. Abb. 2), das linke Unterkieferfragment mit $M_2$ 1971 XXV 90, der linke $M_1$ 1971 XXV 86 und der linke untere Eckzahn 1971 XXV 93. 9-fach vergrößert.

den Oberkiefer eingreift und daß es sich bei ihm somit um einen Prämolaren handeln muß. Im Fall von *Dimylus, Plesiodimylus, Dimyloides* und *Exoedaenodus,* die demnach ein vollständiges Prämolarengebiß besitzen, ist es der $P_1$. Bei *Cordylodon,*

*Metacordylodon* und *Pseudocordylodon* könnte es auch ein $P_2$ sein. Mit größerer Wahrscheinlichkeit ist er aber dem ersten Prämolar der Dimylinae homolog.

Der von HÜRZELER als $I_3$ angesprochene Zahn greift, wie die Abbildungen 7, 8 und 10 zeigen und wie sich aus den vorangegangenen Aufführungen ergibt, vor dem C sup. in den Oberkiefer ein und muß somit als C. inf. gedeutet werden. Damit ist allen Dimyliden der primäre Verlust eines Incisiven gemeinsam und nicht des P1, wie HÜRZELER (1944, S. 38) angenommen hat. Bei *Cordylodon* und *Metacordylodon* geht außerdem noch ein zweiter Schneidezahn verloren.

Demgemäß lautet die Gebißformel der Dimylinae:

$$\frac{3 \quad 1 \quad 4 \quad 2}{2 \quad 1 \quad 4 \quad 3—2}$$

und die der Cordylodontinae:

$$\frac{3—2 \quad 1 \quad 3 \quad 2}{2—1 \quad 1 \quad 3—2 \quad 2}$$

Eine Konsequenz der Korrektur der Unterkieferzahnformel ist die zutage tretende und auch bereits in anderen Punkten der Gebißmorphologie deutlich gewordene Beziehung zu Vertretern der Talpidae. Auch bei ihnen ist der $P_1$ verschiedentlich ein vergrößerter, zweiwurzeliger Zahn (z. B. *Mygatalpa, Geotrypus, Talpa).*

Legt man ein Gebiß, wie es *Talpa* oder *Mygatalpa* besitzen, als Ausgangspunkt der Dimyliden-Entwicklung zugrunde, so kann man die Bezahnung aller Dimylidengattungen durch Reduktionserscheinungen entstanden denken, die durch die funktionsbedingte Vergrößerung bestimmter Zähne des Gebisses mit Notwendigkeit auftreten müssen. So werden als Kompensation der Größenzunahme von $M_1$, $P_1$ und $P_4$ bei unveränderten Abmessungen des Unterkieferkörpers Rückbildungen an anderen Zähnen erzwungen. Und zwar zunächst die Verkleinerung des letzten Molaren *(Exoedaenodus)* und schließlich sein völliger Verlust (alle übrigen Dimyliden). Daneben sind die beiden zwischen dem $P_1$ und $P_4$ gelegenen Prämolaren von der Reduktion betroffen: Im Fall der Dimylinae werden sie durch Verschmelzung der Wurzeln in einwurzelige Zähne umgewandelt. Im Fall der durch besonders extreme Spezialisation ausgezeichneten Cordylodontinae geht zunächst einer der beiden Prämolaren verloren, während der zweite zu einem einwurzeligen Zähnchen umgebildet wird *(Cordylodon, Pseudocordylodon)* und in einem weiter fortgeschrittenen Stadium dieser regressiven Entwicklung ebenfalls verlustig geht *(Metacordylodon).*

Im Oberkiefer war die Entwicklung des spezifischen Dimylidengebisses in ganz ähnlicher Weise mit einer Vergrößerung einzelner Zähne verbunden. Der dadurch in Anspruch genommene zusätzliche Raum wurde wiederum zuerst durch die Rückbildung des $M^3$ kompensiert. Wie früh dieser verloren ging, läßt sich nicht sagen und ebenso nicht, ob er bei *Exoedaenodus* (entsprechend den Verhältnissen im Unterkiefer) noch in rudimentärer Form existierte. Daneben wurde auch der $M^2$ von dem Reduktionstrend ergriffen und dadurch in der Längsachse verkürzt. Die Ausdehnung des C sup., respektive dessen Vorderwurzel, bedingte eine Verkleinerung des $I^2$ und vor allem des $I^3$. Die drei Prämolaren (bzw. zwei im Falle der

Cordylodontinae) zwischen C sup. und P[4] sind jedoch gegenüber dem vermuteten talpiden Ausgangsstadium nur relativ wenig reduziert worden. Sie sind entweder noch zweiwurzelig *(Exoedaenodus* und, den P[1] betreffend, auch *Dimyloides)* oder sie besitzen eine einzige Wurzel, die aber noch deutlich erkennen läßt, daß sie aus der Verschmelzung zweier hervorgegangen ist.

Während alle Dimyliden im Oberkiefer noch ein vollständiges Schneidezahngebiß aufweisen (bei *Metacordylodon* nicht gesichert), fehlt ihnen im Unterkiefer einer der drei Incisiven. Er ging wahrscheinlich sehr früh verloren. Innerhalb der Gattungen *Cordylodon* und *Metacordylodon* ist im Zuge der fortschreitenden Spezialisierung noch ein weiterer I abhanden gekommen.

3.2.3 Das Milchgebiß

A. Müller (1967, S. 52) hat für *Plesiodimylus* die Existenz eines funktionierenden Milchgebisses nachgewiesen, wobei er auch auf die mündliche Mitteilung von P. Mein, Lyon, über entsprechende Funde von La Grive hinweist.

Nachdem die Verwandtschaftbeziehungen innerhalb der Familie so außerordentlich eng sind, kann wohl für alle Dimyliden die Existenz eines in Funktion tretenden Milchgebisses angenommen werden. Hierin liegt ein einschneidender Unterschied gegenüber den Soriciden und Talpiden und es wird verständlich, weshalb die Dimyliden von allen neueren Autoren mit den Erinaceiden in Beziehung gebracht werden. Wie das Milchgebiß in der Zusammenschau mit den Schädelmerkmalen zu bewerten ist, wird in Punkt 5. diskutiert.

## 4. Erweiterung der Familien-Diagnose der Dimyliden

Bisher wurde die Familie lediglich anhand von Gebißmerkmalen charakterisiert. Die vorliegenden Untersuchungen ermöglichen erstmals auch die Berücksichtigung von Schädelmerkmalen. Wie in Punkt 3.2.2 behandelt wurde, führt außerdem das Studium der Gebißausbildung verschiedener Dimylidengattungen zu einer Umdeutung der Unterkieferzahnformel. Ihre Konsequenz besteht darin, daß der bisher als C inf. gedeutete Zahn nun als $P_1$ anzusprechen ist. Die Diagnose der Familie Dimylidae erhält also insgesamt einen weitgehend neuen Inhalt.

Diagnose:

Kleine, ausgestorbene Insectivoren mit folgenden Merkmalen: Jochbögen fehlend. Foramen lacrimale weit außerhalb der Orbita über dem Infraorbitalforamen gelegen. Ansatzfeld des Temporalismuskels bis über die Infraorbitalforamen nach vorn greifend. Funktionierendes Milchgebiß vorhanden. Dritter Molar des Dauergebisses fehlend oder fast völlig reduziert. Eckzahn und P[4] im Oberkiefer, vorderster und letzter Prämolar im Unterkiefer mehr oder weniger deutlich vergrößert. Oberkiefer mit 3—2, Unterkiefer mit 2—1 Incisiven.

## 5. Zur systematischen Zuordnung der Dimyliden

Die Dimyliden sind von älteren Autoren teils mit den Talpiden (H. v. Meyer 1846, Gaillard 1899), teils mit den Erinaceiden (Schlosser, 1888) in Beziehung gebracht worden. In der jüngeren Literatur herrscht allgemein die Zuordnung zu dem engeren Verwandtschaftsbereich der Erinaceiden vor, wobei Ennouchi (1930), wel-

cher die Dimylidae ohne Kommentar zu den Soricoidea stellt, die einzige Ausnahme bildet. Damit wurde dieser Familie übereinstimmend von allen Autoren ein Platz innerhalb derjenigen Gruppe eingeräumt, die VAN VALEN (1967) neuerdings als Erinaceota zusammengefaßt hat, und die die Erinaceoidea und Soricoidea umschließt. Die in der vorliegenden Arbeit festgestellten Dimylidenmerkmale ändern nichts an dieser die Ebene der Unterordnung betreffenden Zuordnung. Jedoch sind sie geeignet, das Verhältnis der unterhalb dieser Ebene unterschiedenen Gruppen zueinander neu zu beleuchten.

Die Besprechung der einzelnen Merkmale in den Punkten 3.1 und 3.2 zeigte, daß für eine Annäherung der Dimyliden an die Erinaceiden keine Grundlage besteht. Einer näheren Verwandtschaft mit diesen stehen eine Reihe von Schädelmerkmalen entgegen: Vor allem ist hier das Fehlen der Jochbögen zu nennen, weiterhin sind die Abwesenheit einer postorbitalen Einschnürung des Schädels, das über das Infraorbitalforamen nach vorn ausgedehnte Ansatzfeld des Temporalismuskels und nicht zuletzt die weit nach vorn über den $M^2$ verschobene Lage des Foramen sphenopalatinum zu erwähnen. Es sind dies Kriterien, welche die Dimyliden zugleich den Talpiden und Soriciden annähern. Als soricide Eigenschaft kann hierbei allerdings nur das Fehlen der Jochbögen gewertet werden, während die anderen Kriterien entweder für beide Familien oder nur für die Talpiden charakteristisch sind.

Auf dieser Basis können nun auch die Gebißmerkmale zu einer weiteren Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen werden: Da die Ähnlichkeiten mit den Erinaceiden als Konvergenzerscheinungen angesehen werden müssen, treten die Beziehungen zu den Talpiden in den Vordergrund. Nachdem die Zahnformel des Unterkiefers korrigiert wurde, ist es jetzt ohne weiteres möglich, das Gebiß der Dimyliden von einem talpiden Vorstadium abzuleiten.

Daneben existieren aber auch Merkmale, die auf eine weitgehende Selbständigkeit der Dimyliden hinweisen: Hier ist z. B. der relativ lange Infraorbitalkanal zu nennen. Außerdem die charakteristische Spezialisierung des Gebisses, die teils mit einer Reduktion (Dimylie), teils mit einer Vergrößerung einzelner Zähne (Exoedaenodontie) verbunden ist. Damit in Zusammenhang steht die robuste Gestaltung der Schnauze.

Eine weitere Eigenschaft, die geeignet ist, das heterogene Merkmalsbild der Dimyliden zu betonen, ist die Ausbildung eines funktionellen Milchgebisses. Es handelt sich dabei um ein Merkmal, das von neueren Autoren (A. MÜLLER 1967, THENIUS 1969) als Kriterium für eine wahrscheinliche nähere Verwandtschaft mit den Erinaceiden angesehen wurde. Angesichts der geringen Übereinstimmung in den Schädelmerkmalen ist es aber nicht gerechtfertigt, daraus eine solche engere Verwandtschaftsbeziehung zu konstruieren.

Die Dimyliden vereinigen also Eigenschaften in sich, die in verschiedene Richtungen weisen und insofern widersprüchlich erscheinen. Eine Deutung ihrer heterogenen Merkmalsstruktur könnte versucht werden, wenn man mit VAN VALEN (1967) von der Annahme ausgeht, daß die Soricoidea und Erinaceoidea eine natürliche, höhere Entwicklungseinheit bilden (Erinaceota VAN VALEN). In diesem Sinn hat sich auch THENIUS (1969) ausgedrückt, indem er die Erinaceiden, Talpiden und Soriciden als Angehörige einer relativ jungen Radiation der Insectivoren bezeichnete. Unter dem Aspekt der gemeinsamen Frühgeschichte müßten die Existenz eines vollständigen Jochbogens und die Ausbildung eines funktionellen Milchgebisses als primitive Ausgangsmerkmale angesehen werden, die erst nach der Aufspaltung in

die Hauptrichtungen der Erinaceoidea und Soricoidea innerhalb einiger Familien eine rückschreitende Entwicklung durchgemacht haben. Es erscheint wenig sinnvoll, diese mit Hypothesen belastete Deutung weiter ins Detail zu treiben. Doch kann festgehalten werden, daß das Milchgebiß der Dimyliden in dieser Sicht nicht als spezifisch erinaceides, sondern als indifferentes Merkmal anzusehen ist. Damit sind sie den Soricoidea zuzuordnen, innerhalb derer sie eine vermittelnde Stellung zwischen den Soriciden und Talpiden einnehmen. Insgesamt gesehen stehen die Dimyliden dabei der letztgenannten Familie am nächsten.

In allerjüngster Zeit vertritt nun P. M. Butler (1972) eine Auffassung zu den Verwandtschaftsbeziehungen der Insectivoren, die gegenüber van Valen und Thenuis sehr stark abweicht: In Anknüpfung an ältere Ansichten (P. M. Butler 1956, Saban 1958, McDowell 1958) trennt er die Erinaceiden von den Soriciden bzw. Talpiden durch die Zuteilung zu verschiedenen Unterordnungen sehr nachhaltig ab. Im Sinne seiner Systematik müßten die Dimyliden aufgrund der an ihnen entdeckten Schädelmerkmale zu den Soricomorphen gestellt werden. Unter diese vereinigt Butler neben den Soriciden und Talpiden noch sechs weitere Familien (Butler 1972 S. 261). Die gleichzeitige Existenz eines funktionellen Milchgebisses bei den Dimyliden neben talpiden und soriciden Merkmalen bleibt aber in diesem Zusammenhang unverständlich.

Will man die systematische Stellung der Dimyliden gemäß den neugefundenen Merkmalen konkretisieren, so ist man also gegenwärtig genötigt, verschiedene Klassifikationssysteme nebeneinander zu stellen. Dies geschieht im folgenden durch die Einordnung der Dimyliden in die Systeme von Thenius (1969) und P. M. Butler (1972).

Stellung der Dimyliden in Anlehnung an die Gliederung der Insectivoren durch Thenius (1969, S. 628):

Ordnung: Insectivora
- Superfamilie: Endotheroidea: ...
- Leptictoidea: ...
- Erinaceoidea:
  - Erinaceidae
  - Amphilemuridae
- Soricoidea:
  - Nesophontidae
  - Soricidae
  - **Dimylidae**
  - Talpidae
  - Proscalopidae
- Apatemyoidea: ...
- Mixodectoidea: ...
- Pantolestoidea: ...

Stellung der Dimyliden in Anlehnung an die Gliederung der „Insectivoren“ (Lipotyphla) durch P. M. Butler (1972, S. 261):

Ordnung: Lipotyphla (non Insectivora)
- Unterordnung: Erinaceomorpha:
  - Adapisoricidae
  - Erinaceidae

Soricomorpha:
- Geolabididae
- Plesiosoricidae
- Solenodontidae
- Micropternodontidae
- Nyctitheriidae
- Talpidae
- **Dimylidae**
- Soricidae
- Nesophontidae
- ? Apternodontidae

Tenrecomorpha:
- Tenrecidae

Chrysochloidae
- Chrysochloridae

Die beiden aufgeführten Systeme sind nicht nur die gegenwärtig jüngsten Gliederungsversuche. Bei aller Verschiedenheit stimmen sie auch in dem Punkt überein, daß die Talpiden nicht mit den Erinaceiden in engeren Zusammenhang gebracht werden, wie dies z. B. McDowell (1958) und van Valen (1967) taten. Die Abtrennung der Talpiden von den Erinaceomorpha (bzw. Erinaceoidea) ist durch die Zwischenstellung, die die Dimyliden gegenüber den Talpiden und Soriciden einnehmen, zu fordern.

Während die Erinaceomorpha bzw. Erinaceoidea nach der Abtrennung der Dimyliden eine sehr einheitliche Gruppe bilden, nehmen die Soricomorpha bzw. Soricoidea weiter an Heterogenität zu. Insbesondere gilt dies für das Klassifikationssystem Butlers. Es ist zu vermuten, daß weitere taxonomische Fortschritte in verschiedenen Punkten zu neuen Gruppierungen führen werden. An der Feststellung, daß die Dimyliden den Talpiden und Soriciden näherstehen als den Erinaceiden, kann sich dadurch wenig ändern.

## Literatur


Butler, P. M.: The skull of Ictops and the classification of the Insectivora. — Proc. Zool. Soc. London, Ser. B, **126**, 453—481, 8 Abb., London 1956.

Butler, P. M.: The problem of insectivore classification. — Studies in Vertebr. Evolution (ed. by K. A. Joysey & T. S. Kemp), 253—265, 6 Abb., Edinburgh (Oliver & Boyd) 1972.

Ennouchi, E.: Contribution à l'étude de la faune du Tortonien de La Grive-St.-Alban (Isère). Thèse Fac. Sc. Paris, Sér. A. Nr. 1266, 1—135, 6 Taf., 4 Abb., Paris 1930.

Gaillard, C.: Mammifères Miocènes nouveaux ou peu connus de La Grive-St.-Alban (Isère). — Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, **7**, 1—79, 3 Taf., 32 Abb., Lyon 1899.

Hürzeler, J.: Beiträge zur Kenntnis der Dimylidae. — Schweiz. Pal. Abh., **65**, 1—44, 45 Abb., Basel 1944.

Hugueney, M.: Les talpidés (Mammalia, Insectivora) de Coderet-Bransat (Allier) et l'évolution de cette famille au cours de l'Oligocéne supérieur et du Miocène inférieur d'Europe. — Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, N **50**, 1—81, 43 Abb., Lyon 1972.

McDowell, S. B.: The Greater Antillean insectivores. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **115**, 115—214, 46 Abb., New York 1958.

Meyer, H. v.: Mitteilung an Prof. Bronn. — N. Jb. Mineral. etc., 462—476, Stuttgart 1846.

Müller, A.: Die Geschichte der Familie Dimylidae (Insectivora, Mamm.) auf Grund der Funde aus tertiären Spaltenfüllungen Süddeutschlands. — Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. N. F. 129, 1—93, 3 Taf., 27 Abb., München 1967.

Saban, R.: Insectivora. — in Piveteau, J., Traité de paléontologie., Paris Masson et Cie., 6, Teil 2, 822—909, 38 Abb., Paris 1958.

Schlosser, M.: Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs u. deren Beziehungen zu ihren lebenden und fossilen außereuropäischen Verwandten. — Beitr. Pal. Öster.-Ungarn, 6, 1—224, 9 Taf., Wien 1888.

Simpson, G. G.: The principles of classification and a classification of mammals. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 85, 1—350, New York 1945.

Thenius, E.: Phylogenie der Mammalia-Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). — 1—722, 715 Abb., Berlin 1969.

van Valen, L.: New Paleocene insecticores and insectivore classification. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 135, Teil 5, 219—284, 7 Abb., New York 1967.

Viret, J.: Découverte de Metacordylodon Schlosseri à La Grive-St.-Alban. — Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, **61** (2), 253—257, 3 Abb., Toulouse 1931.

## Tafelerläuterungen

### Tafel 5

Fig. 1: Schädelfragment von *Dimyloides stehlini* Hürzeler, Ehrenstein 4, 1971 XXV 96; von occlusal gesehen. 6,5-fach vergrößert.

Fig. 2: Das gleiche Schädelfragment wie in Fig. 1 von der linken Seite gesehen. Fs = Foramen sphenopalatinum. 6,5-fach vergrößert.

Fig. 3: Das gleiche Schädelfragment wie in Fig. 1 und 2 von oben gesehen. Fs = Foramen sphenopalatinum. 6,5-fach vergrößert.